云 南 植 物 研 究 2010，**32**（3）：263～269
Acta Botanica Yunnanica DOI：10.3724/SP.J.1143.2010.09249

β-氨基丁酸对拟南芥叶片花色素苷的影响*

杜 艳[1,2]，余迪求[1**]

（1 中国科学院西双版纳热带植物园，云南 昆明 650223；2 中国科学院研究生院，北京 100049）

摘要：研究发现β-氨基丁酸（BABA）处理减少了拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）叶片花色素苷的积累，而且BABA处理降低了花色素苷合成基因（*CHS*，*LDOX*，*UF3GT*）的表达，却上调了苯丙氨酸解氨酶（*PAL*）的表达，同时促进了花色素苷降解酶多酚氧化酶（PPO）的活性。叶片对DPPH（1，1-二苯基-2-苦基苯肼）的清除能力、总酚和类黄酮含量以及电导率和细胞死亡率的测定表明BABA降低了叶片的抗氧化能力、电导率及细胞死亡率。结果表明BABA处理抑制了花色素苷在叶片中的积累。

关键词：β-氨基丁酸；花色素苷；拟南芥

中图分类号：Q 945 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700(2010)03-263-07

Effect of β-Aminobutyrie Acid on Anthocyanin of Leaves of *Arabidopsis thaliana*（Cruciferae）

DU Yan[1,2]，YU Di-Qiu[1**]

（1 *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650223，China；
2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*，Beijing 100049，China）

Abstract：To analyze the effect of β-aminobutyrie acid（BABA）on anthocyanin of leaves of *Arabidopsis*，30-old plants were sprayed with BABA while the control were sprayed with water. After treated with BABA，the content of anthocyanin was significantly lower than that of control. Furthermore，the results from RT-PCR showed that CHS，LDOX，UF3GT were down regulated compared with contro1，while PAL showed an opposite trend. At the same time，the activity of PPO，which played an important role in the degradation of anthocyanin，showed higher level than control. In addition，the antioxidant capacity，the death rate of cells and electrical conductivity of leaves were also decreased with BABA treatment. All results suggested that BABA might inhibit the accumulation of anthocyanin in leaves of *Arabidopsis* in vitro.

Key words：β-aminobutyric acid；Anthocyanin；*Arabidopsis thaliana*

花色素苷（anthocyanin）是植物经由苯基丙酸途径和类黄酮途径产生的一类天然的水溶性色素，主要存在于植物的花、果实、叶以及根、茎等器官细胞的液泡中，通常呈现出红色、蓝色或紫色等颜色。花色素苷的代谢途径已较为清楚，几乎每一步的调控基因都得到了分离鉴定，调控机理也得到广泛的研究（Boss等，1996；Mol等，1996；Deroles等，2009）。由苯丙氨酸到花色素苷经历3个阶段，第一阶段由苯丙氨酸到4-香豆酰CoA，这是许多次生代谢共有的，该步骤受苯丙氨酸裂解酶（PAL）基因活性调控。第二阶段由4－香豆酰CoA和丙二酰CoA到二氢黄酮醇，是类黄酮代谢的关键反应，该阶段产生的黄烷酮和二氢黄酮醇在不同酶作用下，

* 基金项目：云南省基金项目（2003C0342M）、国家自然科学基金（3037803）和中国科学院“百人计划”择优资助项目
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：ydq@xtbg.ac.cn
收稿日期：2009-12-11，2010-01-28接受发表
作者简介：杜艳（1983－）女，在读硕士研究生，主要研究方向：植物分子生物学。

可转化为花色素苷和其他类黄酮物质。第三阶段是各种花青素的合成，二氢黄酮醇还原酶（DFR）、花青素合成酶（ANS）和类黄酮3-葡糖基转移酶（UF3GT）将无色的二氢黄酮醇转化成有色的花色素（Holton and Cornish，1995）。与合成途径相比，关于花色素苷的降解机制的研究相对较少，目前认为多酚氧化酶（Polyphenol oxidase，PPO）以及花色素苷酶对花色素苷的降解起着重要作用，但是花色素苷酶仅存在于一些病原真菌中，所以对于高等植物花色素苷的降解多集中在多酚氧化酶上（Polovnikova and Voskresenskaya，2008；Oren-Shamir，2009；Szankowski 等，2009）。

大量研究结果表明花色素苷作为植物次生代谢产物，是一类有效而有广谱性的保护因子，具有多种生理功能：提高植物的抗氧化能力（Shaheen 等，2009）；提高植物的光保护能力（Smillie and Hetherington，1999）；提高抗虫抗病及抗机械损伤能力（Gould 等，2002）；提高植物的抗旱能力（Linda，1999）和作为植物细胞与某些真菌的共生基因的信号分子（Chen 等，2007）。叶片中花色素苷的产生可受多种胁迫条件的诱导，在植物适应环境条件的改变上有重要作用，同时因为花色素苷具有一定营养和药理作用，所以在食品、化妆品、医药领域有着巨大应用潜力，是替代合成色素的理想材料（Deroles，2009）。

β-氨基丁酸（β-aminobutyrie acid，BABA）是一种植物体内次生代谢的非蛋白氨基酸。虽然BABA并非植物体内常见的天然复合物，而它却具有使不同植物产生广谱抗性的能力，可诱导植物敏化过程（priming）（Conrath 等，2002；Jakab 等，2001；Cohen，2002）。其具体的作用机理表现在以下3个方面：（1）可诱导植株细胞壁结构发生变化，产生胼胝质，形成乳突或导致细胞木质化等具有防止侵染和增强抗病性作用的结构（Cohen 等，1999）；（2）可诱导植物产生活性氧（ROS），发生过敏反应从而进入对病原菌的防卫状态，使病原菌的侵入和扩展受到抑制（Silue 等，2002；Baysal 等，2005）；（3）能诱导植物积累病程相关蛋白、植保素等抗病物质（Ton and Mauch-Mani，2004）。BABA不仅可以促进植物快速且大量积累胼胝质，更高水平的木质化，或者及时启动抗性基因的表达（Ton 等，2005），而且还可以引起一种与抗性相关的次生代谢产物——双萜类丹参醌的积累（Ge and Wu，2005）。目前还没有关于对由BABA诱导抗性的环境污染问题的相关报道（Olivieri 等，2009），从一定程度上讲，BABA诱导的抗性是植物在能量投资最经济的前提下安全有效调控植物抗逆途径的优化机制，因此，近年来BABA诱导的抗性机制成为一项研究热点，并不断在经济作物上广泛应用，给绿色农业的发展带来新方向。

关于BABA对逆境中植物叶片花色素苷的影响，目前国内外还未曾报道。我们用BABA处理拟南芥叶片，发现其花色素苷含量降低。进一步分析发现，BABA下调了花色素苷合成途径基因的表达，同时提高了降解途径酶的活性。另外，BABA还降低了叶片的抗氧化能力、电导率和细胞死亡率。

1 材料和方法

1.1 植物材料

野生型拟南芥种子（哥伦比亚生态型）表面灭菌后均匀散布在1/2 MS培养基（含0.6% agar），4℃春化3天后转移到22℃温室培养，7天后移栽到土里。培养条件为22～24℃，14 h光照，10 h黑暗，湿度40%。生长4周，经0.25 mmol·L^{-1} BABA和H_2O（对照）喷施处理2 d后，取相同部位的叶片正面朝下，背面朝上漂浮于超纯水中，放入温室中培养。

1.2 RT-PCR

拟南芥的总RNA提取采用Trizol法（Logemann 等，1987）。按照Fermentas公司生产的反转录试剂盒的操作步骤进行反转录，首先进行DNA的消化，其次进行反录反应：随机引物1 μl，5×buffer 4 μl，RNA酶抑制剂1 μl，10 mmol·L^{-1} dNTP Mix 2 μl，逆转录酶1 μl。反应条件为37℃ 5 min，42℃ 60 min，70℃ 10 min。cDNA合成后以cDNA为模板进行actin管家基因的PCR扩增，判断是否逆转录成功，并把其表达水平调为一致，然后进行目的基因表达水平的检测。

1.3 花色素苷、总酚和类黄酮含量的测定

参考Oren-Shamir（2009）和Tukumoto and Mazza（2000）的方法称取拟南芥叶片重量1 g，加入1 ml 1%盐酸甲醇（v/v）提取液，避光，4～8℃摇床过夜以充分浸提。次日，13 000 r·min^{-1}离心10 min，取浸提液500 μl，加入750 μl 1%盐酸甲醇（v/v）溶液混匀，以1%盐酸甲醇（v/v）为参照，用分光光度计测280 nm、325 nm、530 nm、

657 nm 的吸光值 A，花色素苷的相对含量用公式（A_{530}－0.25* A_{657}）/g FW 表示，直接用（A_{280}/g FW）与（A_{325}/g FW）表示总酚和类黄酮的水平。

1.4　细胞死亡率的测定

细胞死亡率的测定参照 Jacyn Baker and Mock 的方法（1994）：0.1%的 evans blue 染色 30 min 后用蒸馏水洗 3 次（充分漂洗），然后将漂洗后的材料浸泡于含 50%甲醇（v/v）和 1% SDS（w/v）的混合液中并于 60℃水浴 30 min，另准备一份相同的材料于 100℃沸水中 10 min 后重复以上三步，测定 OD_{600}，细胞死亡率为两次吸光值的比值。

1.5　总抗氧化能力的测定

首先制备 50%乙醇的叶片提取液和 120 μmol·L^{-1} 的 DPPH（1，1-二苯基-2-苦基苯肼）的 50%乙醇溶液，于 517 nm 测定样品对 DPPH 的褪色程度，计算清除 DPPH 的能力。反应液体积为 4 ml，反应时加植物叶片提取液 0.2 ml 和 3.8 mlDPPH 的乙醇溶液，室温下静置 20 min 后测吸光度。清除率＝（A－B）/A×100%。这里 A 为未加样的 DPPH（3.8 ml DPPH＋0.2 ml 50%乙醇）的吸光度，B 为样品与 DPPH 反应后的吸光度。

1.6　电导率的测定

将叶片置于 10 ml 双蒸水中，抽真空后于 25℃摇床上振荡 1h，测定渗出液的电导度（DDS-11A 电导仪），接着于沸水中 30 min 冷却至室温，再测一次电导率，计算煮沸前后电解质泄漏的百分比。

1.7　多酚氧化酶活性测定

多酚氧化酶活性分析参考 Kruger 等（1994）的方法：称取拟南芥叶片 0.1 g 左右，加入 5 ml pH5.8 的磷酸缓冲液，液氮研磨成匀浆后倒入离心管中，4℃，10 000 r·min^{-1} 离心 10 min，弃残渣，留上清液作为粗酶液。

在反应体系中加入 pH5.8 的磷酸缓冲液 0.3 ml，0.2 mol·L^{-1} 邻苯二酚溶液 0.3 ml，37℃恒温水浴中预热 10 min 后加入 0.4 ml 酶液，反应 4 min，在分光光度计 420 nm 处读取吸光值，每 30 s 记录一次，以每分钟增加 0.001O.D. 值定义为一个酶活性单位（U）。酶活性用 U g^{-1} min^{-1} 表示。在酶活性测定前，用考马斯亮兰法测定各个样品的总蛋白浓度，对各个样品的总蛋白浓度进行归一化。

2　结果与分析

2.1　BABA 处理减少了拟南芥叶片花色素苷的积累

为了研究 BABA 对叶片花色素苷的影响，我们用 BABA 处理了拟南芥幼苗和成苗。萌发 3 天后的幼苗分别移栽到含有 0 mmol·L^{-1} 和 0.025 mmol·L^{-1} BABA 的 MS 培养基上。30 天的拟南芥成苗喷施 0.25 mmol·L^{-1} BABA 两天后，将叶片正面朝下，背面朝上漂浮于超纯水中。结果发现，经过 BABA 处理的拟南芥叶片比未经处理的叶片更绿（图 1）。

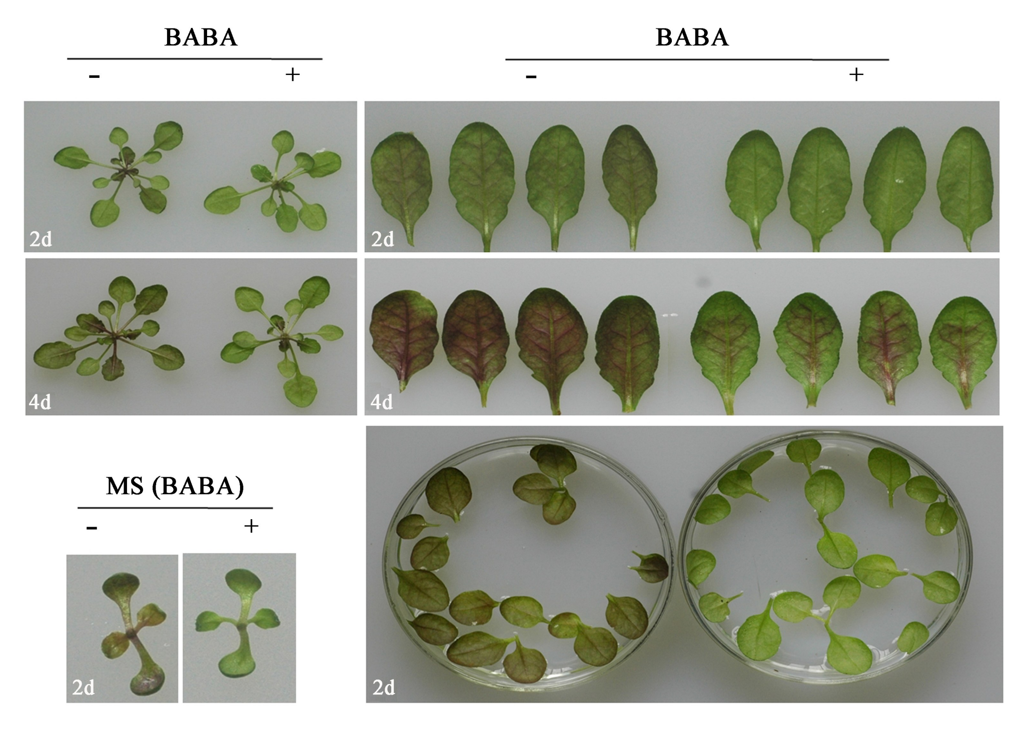


图 1　BABA 对植物叶片颜色的影响

Fig. 1　Effect of BABA on color-changing of leaves

由以上表型推测可能是花色素苷积累的原因，所以我们对叶片的花色素苷含量进行了测定。结果如图2所示，花色素苷含量呈上升趋势。经BABA处理的材料也表现出类似的增长趋势，但花色素苷的积累比对照组更慢，在第4天表现尤为明显。

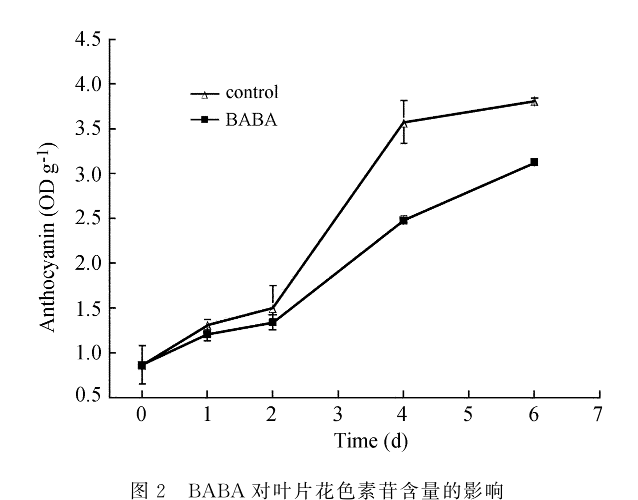


图2 BABA对叶片花色素苷含量的影响

Fig. 2 Effect of BABA on content of anthocyanin of leaves

2.2 BABA对拟南芥叶片花色素苷合成酶基因的影响

花色素苷的生物合成受两类基因的共同调控：一类是结构基因，编码生物合成途径中所需要的酶；一类是调节基因，编码的是调控结构基因时空表达的转录因子（Holton and Cornish, 1995）。为了从分子水平上探索BABA对拟南芥叶片花色素苷合成途径的影响，我们应用RT-PCR技术对花色素苷合成酶相关基因*CHS*（查尔酮合成酶），*UF3GT*（类黄酮醇3-葡糖基转移酶），*LDOX*（无色花青素双加氧酶），*PAL*（苯丙氨酸解氨酶）的表达水平进行了检测。结果表明*CHS*的表达水平在经BABA处理后的每个时间点都明显低于对照，而*LDOX*，*UF3GT*在水泡第48 h才表现出明显的差异（图3）。进一步定量分析发现第48 h时，BABA处理组的*CHS*，*LDOX*，*UF3GT*表达量分别为对照组表达量的43.3%，42.3%，30.1%，*PAL*的表达情况与其他3个基因恰好相反，即在BABA处理后表达量反而上调，在第24 h时，处理的表达量为对照的2倍（图3）。

2.3 BABA增强了拟南芥叶片多酚氧化酶（PPO）的活性

花色素苷的积累有两方面的原因，一是合成途径方面；二是降解途径方面。前面我们已经检测相关合成基因的表达，尽管如此，一些与花色素苷降解相关的基因或蛋白的表达情况还未检测。PPO对花色素苷的降解起着重要作用（Kader等，1997）。为了明确BABA是否通过调节PPO的表达从而影响花色素苷的积累，我们进行了PPO的活性分析。

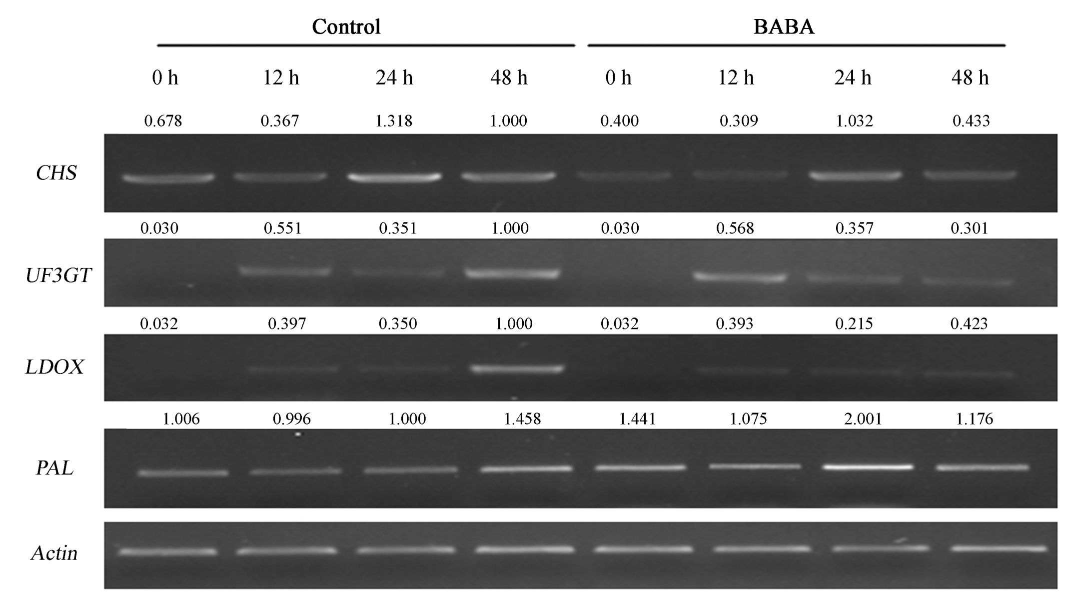


图3 花色素苷合成酶基因（*CHS*，*UF3GT*，*LDOX*及*PAL*）的RT-PCR分析

Fig. 3 RT-PCR analysis of anthocyanin synthetic enzymes genes (*CHS*, *UF3GT*, *LDOX* and *PAL*)

图 4（a）显示了在 BABA 处理后拟南芥离体叶片 PPO 活性的变化。结果表明 PPO 活性上升，胁迫第 4 天时差异较为显著，对照组上升为处理前的 2.9 倍，处理组上升为处理前的 3.7 倍，处理组 PPO 活性为对照组的 1.3 倍，结果表明 BABA 处理后，离体叶片的 PPO 酶活性高于对照组。

2.4　BABA 对拟南芥叶片抗氧化能力的影响

花色素苷可提高植物的抗氧化能力，Neill 等（2002）的研究表明，花色素苷对楼梯草属植物 *Elatostema rugosum* 总抗氧化剂库的贡献约占 70%。花色素苷、酚类物质及类黄酮都可以作为抗氧化剂清除稳定性有机自由基 DPPH（1，1-二苯基-2-苦基苯肼），对 DPPH 的清除能力是评价植物总抗氧化能力的指标（Shaheen 等，2009）。为了进一步证实 BABA 对拟南芥叶片花色素苷的影响，我们比较了对照与处理间对稳定自由基 1，1-二苯基-2-苦基苯肼的清除能力，以及总酚及类黄酮的含量。结果表明植物对 DPPH 的清除能力逐渐增强，4 天后，对照组的自由基清除率为处理前的 3.2 倍，BABA 处理组的自由基清除率为处理前的 2.3 倍，为对照组的 70.5%（图 4：b）。总酚及类黄酮两类抗氧化剂含量均呈上升趋势，对照组与处理组总酚含量分别为为处理前的 1.6，1.4 倍，类黄酮含量分别为处理前的 3.1，2.9 倍（图 4：c，d）。对照组的总酚及类黄酮含量均比处理稍高，但是二者差异不明显。

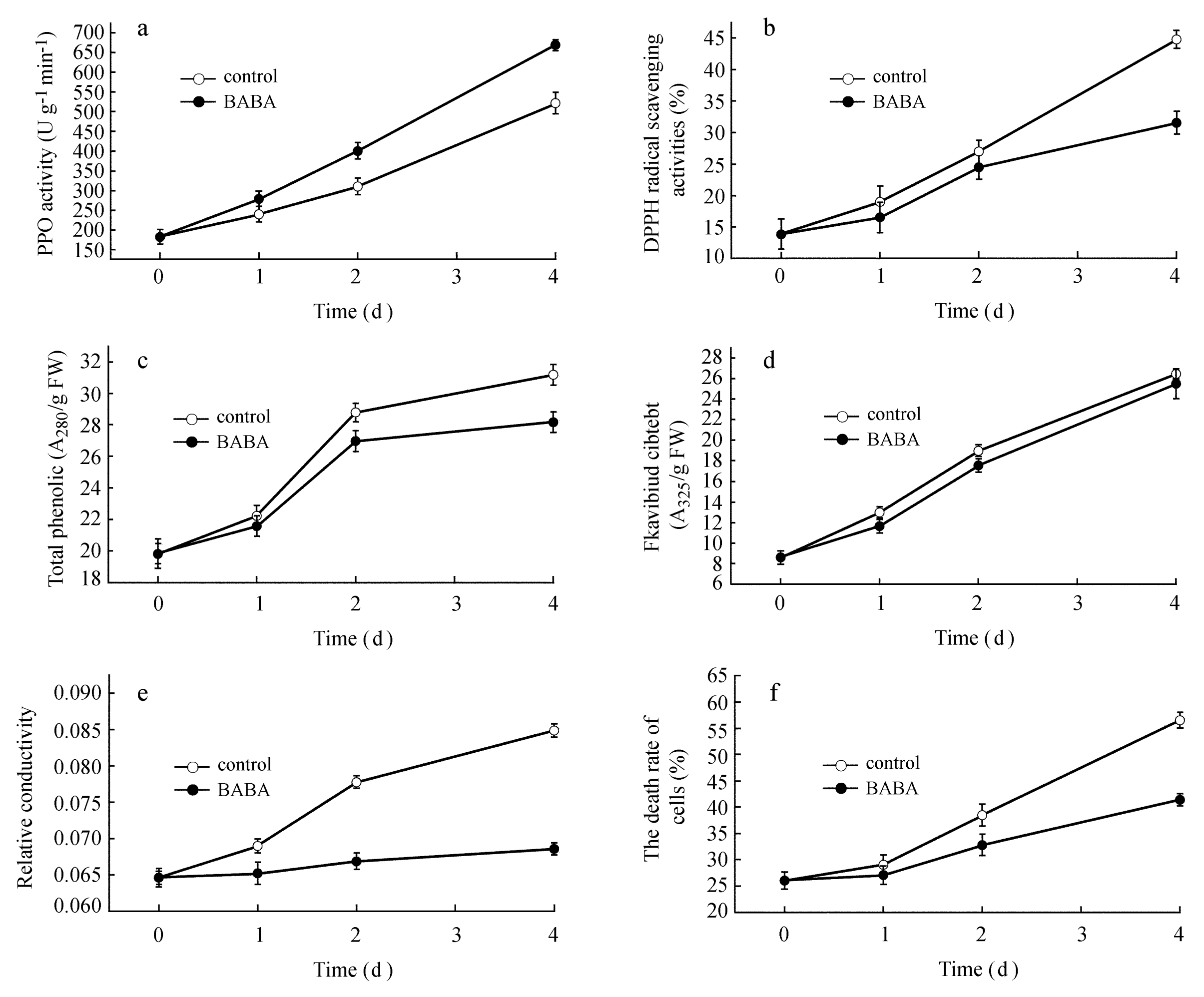


图 4　BABA 对拟南芥叶片多酚氧化酶活性（a）以及 DPPH 自由基清除率（b），总酚、类黄酮（c and d），相对电导率（e）及细胞死亡率（f）的影响

Fig. 4　Effect of BABA on PPO activities (a) and DPPH radical scavenging activities (b), content of total phenol and Flavonoid (c and d), relative conductivities (e) and death rate of cells (f) of leaves

2.5 BABA对拟南芥叶片电导率及细胞死亡率的影响

花色素苷是植物响应逆境的代谢物之一，花色素苷能清除自由基，抑制脂质过氧化。胁迫会导致细胞膜遭受损害，从而加速细胞的衰老和死亡。当细胞膜受到损害时，胞膜的选择透过性发生改变或者丧失，导致细胞内的电解质外渗，使电导率增大，因此细胞膜的电解质泄漏率反映了膜系统的稳定性（Wang等，2009）。早期的研究表明花色素苷可诱导细胞分化及细胞凋亡（Fimognari等，2004），前面的结果表明BABA抑制花色素苷的积累，我们推测其可能对膜系统及细胞死亡也有影响。我们进行了电导率及细胞死亡率测定，结果表明相对电导率及细胞死亡率均呈上升趋势，水泡离体叶片的第4天处理组电导率为对照组的77.3％（图4：e），而细胞死亡率为对照组的73.3％（图4：f）。

3 讨论

诱导花色素苷合成的因素很多，例如光诱导、低温诱导、渗透诱导以及其它一些内在和外在的因子（Mol，1996），但BABA与植物叶片花色素苷的关系还未曾有研究报道。为了研究花色素苷与BABA信号通路的相互关系，我们研究了BABA对拟南芥离体叶片的花色素苷积累情况以及在抗氧化胁迫等方面的生理指标变化。

我们检测了花色素苷合成基因*CHS*，*LDOX*，*UF3GT*以及*PAL*的表达，结果表明除*PAL*上调外，其它3个基因的表达都受到BABA不同程度的抑制。*PAL*表达的上调与Baysal（2005）关于BABA处理植物材料使得PAL酶活性增加的研究结果一致。作为花色素苷合成的关键酶，PAL活性对植物花色素苷合成作用的差异已被广泛关注，其活性水平的大量变化与花色素苷合成间的关系已被广泛报道。但是目前并没有统一的结论，有研究认为，花色素苷的合成与PAL活性呈正相关（Singh等，2009），也有研究认为PAL并非是花色素苷合成的唯一关键酶，花色素苷仅是类黄酮物质的一小部分，PAL作为催化酚类物质合成过程中的第1个酶，也涉及其他产物如木质素、单宁等的生物合成（Boss等，1996）。所以，PAL可为多酚及类黄酮等终产物提供前体，花色素苷只是其中的产物之一，因此PAL与花色素苷发育并非全正相关也就不难预料了，但是其具体的内在机制还有待于更深一步的研究。

多酚氧化酶（PPO）在花色素苷的降解中起着重要作用（Kader等，1997），我们的研究结果表明经BABA处理的植物叶片的PPO活性高于对照，与预期结果一致。因此我们认为BABA主要是通过抑制花色素苷合成酶基因的表达以及提高花色素苷降解酶活性来对拟南芥离体叶片花色素苷产生抑制作用。

我们的研究中具有抗氧化伤害能力的物质包括花色素苷、类黄酮、总酚。通过对以上抗氧化剂含量以及对DPPH的清除能力的测定，发现经BABA处理降低了花色素苷的含量，同时也降低了总抗氧化能力。而类黄酮、总酚含量差异不显著，所以推测抗氧化能力的降低可能是通过BABA降低了具有抗氧化功能的花色素苷含量所致。

Fimognari等（2004）的研究表明花色素苷可以诱导细胞凋亡。在对细胞死亡率的测定中，我们的研究结果（图4：f）与Fimognari的结果一致，BABA处理后，离体叶片花色素苷含量降低，细胞死亡率也较对照组低。

综上所述，BABA对拟南芥离体叶片的花色素苷产生了一定程度的抑制作用，其机理是通过抑制合成及促进降解两方面来实现的。但是BABA对花色素苷调控方面的分子机理及具体的信号转导途径还不清晰，还有待于进一步研究。

〔参 考 文 献〕

Baysal Ö，Gürsoy Y，Örnek H *et al*.，2005. Induction of oxidants in tomato leaves treated with DL-β-Amino butyric acid (BABA) and infected with *Clavibacter michiganensis* ssp. *michiganensis* [J]. *European Journal of Plant Pathology*，**112**：361—369

Boss PK，Davies C，Robinson SP，1996. Analysis of the expression of anthocyanin pathway genes in developing *Vitis vinifera* L. *cv* shiraz grape berries and the implications for pathway regulation [J]. *Plant Physiology*，**111**：1059—1066

Chen QF，Dai LY，Xiao S *et al*.，2007. The *COI1* and *DFR* genes are essential for regulation of jasmonate-induced anthocyanin accumulation in *Arabidopsis* [J]. *Journal of

Integrative Plant Biology, **49** (9): 1370—1377

Cohen Y, Reuveni M, Baider A, 1999. Local and systemic activity of BABA (DL-3-aminobutyric Acid) Against *Plasmopara viticola* in grapevines [J]. *European Journal of Plant Pathology*, **105**: 351—361

Conrath U, Pieterse CMJ, Mauch-Mani B, 2002. Priming in plant pathogen interactions [J]. *Trends in Plant Science*, **7**: 210—216

Deroles S, 2009. Anthocyanin Biosynthesis in Plant Cell Cultures: A Potential Source of Natural Colourants [A]. In: Gould K, Davies K, Winefield C eds. Anthocyanins: Biosynthesis, Functions, and Applications [M]. New Zealand, 1—61

Fimognari C, Berti F, Nusse B *et al.*, 2004. Induction of apoptosis in two human leukemia cell lines as well as differentiation in human promyelocytic cells by cyanidin-3-O-beta-glucopyranoside [J]. *Biochemical Pharmacology*, **67**: 2047—2056

Ge X, Wu J, 2005. Induction and potentiation of diterpenoid tanshinone accumulation in *Salvia miltiorrhiza* hairy roots by β-aminobutyric acid [J]. *Applied Microbiology and Biotechnology*, **68**: 183—188

Gould KS, McKelvie J, Markham KR, 2002. Do anthocyanins function as antioxidants in leaves? Imaging of H_2O_2 in red and green leaves after mechanical injury [J]. *Plant, Cell & Environment*, **25** (10): 1261—1269

Holton TA, Cornish EC, 1995. Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis [J]. *The Plant Cell*, **7**: 1071—1083

Jacyn Baker C, Mock NM, 1994. An improved method for monitoring cell death in cell suspension and leaf disc assays using evans blue [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, **39**: 7—12

Jakab G, Cottier V, Toquin V *et al.*, 2001. β-Aminobutyric acid-induced resistance in plants [J]. *European Journal of Plant Pathology*, **107** (1): 29—37

Kruger J, Hatcher D, Pauw R, 1994. A whole seed assay for polyphenol oxidase in Canadian prairie spring wheats and its usefulness as a measure of noodle darkening [J]. *Cereal Chemistry*, **71** (4): 324—326

Kader F, Rovel B, Girardin M *et al.*, 1997. Mechanism of browning in fresh highbush blueberry fruit (*Vaccinium corymbosum* L). Role of blueberry polyphenol oxidase, chlorogenic acid and anthocyanins [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **74** (1): 31—34

Linda CS, 1999. Environmental Significance of anthocyanins in plant stress responses [J]. *Photochemistry and Photobiology*, **70**: 1—9

Logemann J, Schell J, Willmitzer L, 1987. Improved method for the isolation of RAN from plant tissues [J]. *Analytical Biochemistry*, **163** (1): 16—20

Mol J, Jenkins G, Schafer E *et al.*, 1996. Signal perception, tranduction, and gene eexpression involved in anthocyanin biosynthesis [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, **15**: 525—557

Neill SO, Gould KS, Kilmartin PA *et al.*, 2002. Antioxidant activities of red versus green leaves in *Elatostema rugosum* [J]. *Plant, Cell and Environment*, **25**: 539—547

Olivieri F, Lobato M, González Altamiranda E *et al.*, 2009. BABA effects on the behaviour of potato cultivars infected by *Phytophthora infestans* and *Fusarium solani* [J]. *European Journal of Plant Pathology*, **123**: 47—56

Oren-Shamir M, 2009. Does anthocyanin degradation play a significant role in determining pigment concentration in plants [J]. *Plant Science*, **177**: 310—316

Polovnikova M, Voskresenskaya O, 2008. Activities of antioxidant system components and polyphenol oxidase in ontogeny of lawn grasses under megapolis conditions [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, **55**: 699—705

Shaheen F, Ali L, Ali S *et al.*, 2009. Antioxidant flavonoids from *Tamus communis* ssp. cretica [J]. *Chemistry of Natural Compounds*, **45**: 346—349

Silue D, Pajot E, Cohen Y, 2002. Induction of resistance to downy mildew (*Peronospora parasitica*) in cauliflower by DL-beta-amino-n-butanoic acid (BABA) [J]. *Plant Pathology*, **51** (1): 97—102

Singh K, Kumar S, Rani A *et al.*, 2009. Phenylalanine ammonia-lyase (PAL) and cinnamate 4-hydroxylase (C4H) and catechins (flavan-3-ols) accumulation in tea [J]. *Functional & Integrative Genomics*, **9**: 125—134

Smillie R, Hetherington S, 1999. Phtoabatement by anthocyanin shields photosynthetic systems from light stress [J]. *Photosynthetica*, **36** (3): 451—463

Szankowski I, Flachowsky H, Li H *et al.*, 2009. Shift in polyphenol profile and sublethal phenotype caused by silencing of anthocyanidin synthase in apple (*Malus* sp.) [J]. *Planta*, **229**: 681—692

Ton J, Jakab G, Toquin V *et al.*, 2005. Dissecting β-Aminobutyric acid-induced priming phenomenon in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, **17**: 987—999

Ton J, Mauch-Mani B, 2004. Beta-amino-butyricacid-induced resistance against necrotrophic pathogens is based on ABA-dependent priming for callose [J]. *The Plant Journal*, **38**: 119—130

Tukumoto LR, Mazza G, 2000. Assessing antioxidant and prooxidant activities of phenolic compounds [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, **48**: 3597—3604

Wang GB, Cai JF, He XH, 2009. Effect of waterlogging stress on morphology and physiology of *Camptotheca acuminata* [J]. *Journal of Plant Ecology*, **33**: 134—140